Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode

Vorläufige Mitteilung

Von

Dr. Isak Robinsohn, Wien

(Mit 2 Tafeln)

(Vorgelegt in der Sitzung am 3. April 1924)

Geschichtliches und Einleitendes.

Nach einem Vorlesungsversuch, den ich im Jahre 1895 bei Wiesner gesehen habe (vgl. Wiesner, Anat. und Physiol. der Pflanzen, V. Aufl., 1906, p. 111 f. Anm.), färbt sich das »gelöste Substanzen absorbierende« Epiblem der Keimwurzel in einer Lösung von Kaliumpermanganat ($KMnO_4$) braunschwarz, während das Hypokotyl, welches mit einer Epidermis bedeckt ist, die nach Wiesner nur in untergeordnetem Maße zu absorbieren vermag, ungefärbt bleibt (Fig. 79).

Von der Manganfärbung der Keimwurzel[1] ausgehend, gelangte ich auf Grund eines sich als richtig erweisenden primitiven Analogieschlusses (»hier Wurzelhaare — dort Narbenpapillen«) in unveröffentlichten Versuchen aus den Jahren 1895 und 1896 zur Feststellung, daß auch die Narben der Blütenpflanzen sich durch Kaliumpermanganat färben; ausgedehnte Versuche der letzten Jahre bestätigten mir die Richtigkeit der Beobachtung, daß sich die Narben in der Regel färben und ferner, daß auch bestimmte andere Pflanzenteile die Manganfärbung annehmen. Anfangs Juni 1923 fand ich, daß auch salpetersaures Silber sich zum unmittelbaren Färben der Narben besonders gut eignet. Ich verwende jetzt beide Färbungsmethoden nebeneinander. Sie geben, soweit ich bis jetzt gesehen habe, identische Färbungsbilder (vgl. *Philadelphus*, Fig. 55 bis 58). Die Silberlösung scheint jedoch eine stärker schrumpfende Wirkung auszuüben als die Permanganatlösung (Knautia, Fig. 85 bis 89). Anilinfarben haben sich mir nach orientierenden Versuchen für den Zweck der Narbenfärbung als wenig brauchbar erwiesen.

[1] Nach Molisch, Über Wurzelausscheidungen und deren Einwirkung auf organische Substanzen, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, 1887, S-A, geht dieser Versuch ursprünglich auf Sachs (Experimentalphysiologie, p. 159, ferner Bot. Ztg., 1860, p. 188 ff.) zurück und in der von Wiesner demonstrierten Form auf Nobbe (Handb. der Samenkunde, 1876, p. 250). In der Erklärung des Phänomens stimmen Molisch und Wiesner nicht überein, namentlich darin nicht, ob die ausscheidende oder resorbierende Funktion der Wurzel die Ursache der Manganfärbung abgibt. Ich glaube mich auf Grund meiner unten mitzuteilenden Erfahrungen der Ansicht von Wiesner anschließen zu müssen. (Vgl. Fußnote S. 9.)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Im folgenden sei die Eigenschaft der Narbe (N), sich durch Reagenzien zu färben, als Stigmatochromie oder Färbungsreaktion (FR) der N (NFR) bezeichnet. Wenn nicht anders bemerkt, ist darunter die Färbung mit Kaliumpermanganat (Mangan-Reaktion, Mn R) verstanden, mit dem die meisten bisherigen Versuche ausgeführt wurden. In analogem Sinne wird für die Färbung mit salpetersaurem Silber der Ausdruck Silber-Reaktion (Ag R) gebraucht werden. Als positive oder negative Mn R, beziehungsweise Ag R oder allgemein FR soll das Eintreten, beziehungsweise Ausbleiben einer N-Färbung durch ein geeignetes Reagens bezeichnet werden.

Knuth (Handb. der Blütenbiologie, II/2, p. 473, Anm. 3) sah (1898) bei Darstellung der nektarhältigen Gewebe unversehrter Blüten mittels Fehling'scher Lösung (also einer Kupfer-Reaktion) und mittels O-Nitrophenylpropiolsäure als Nebenerscheinung eine Rot-, beziehungsweise Blaufärbung der N-Papillen. Er ging jedoch an dieser Erscheinung vorüber, ohne sie methodisch zum Studium der Nn auszubauen. Ich habe die Färbung von Knuth nicht nachgeprüft: sie ist umständlich und zeitraubend (24stündige Durchführungsdauer). Die Mn R, beziehungsweise Ag R ist dagegen eine unmittelbare, sie tritt ohne Vorbereitung am lebenden Objekte und in kurzer Zeit (meist wenigen Minuten) ein. Es liegt die Vermutung nahe, daß auch andere Metallsalze lokalisatorische NFR geben werden.

Technik und Methodik der Stigmatochromie.

Die Lösung des übermangansauren Kaliums soll schwach bis konzentriert sein und in kaltem und heißem Zustand angewendet werden.

Zur Silberfärbung benütze ich derzeit ein Silberpräparat, welches in der technischen Spiegelfabrikation gebraucht und nach folgender Vorschrift bereitet wird: $2 \cdot 50\,g$ Seignettesalz (weinsaures Natrium-Kalium) werden mit $400\,g$ gewöhnlichen Hochquell- oder Regenwasser durch 20 Minuten gekocht, dann wird $0 \cdot 50\,g$ Silbernitrat (technisch rein) hinzugefügt und noch eine Weile gekocht. Es entsteht eine durch einen schwarzbraunen Niederschlag getrübte Flüssigkeit, die auf $1\,l$ Wasser ergänzt und filtriert wird. Das Optimum der Konzentration und die sonstigen Eigenschaften dieser und anderer Silberpräparate habe ich bisher nicht festgestellt, trotzdem hat sich das aufs Geratewohl in Verwendung genommene Präparat vorzüglich bewährt. Es färbt die N nicht nur viel reiner als Permanganat und mit einem angenehmeren Farbenton, sondern hat auch den Vorzug, daß die Flüssigkeit vollkommen farblos und klar bleibt; es läßt sich daher der Eintritt und Fortgang der Färbung direkt mit dem Auge verfolgen und photographieren, was in der farbigen Permanganatlösung nur durch Unterbrechen der Reaktion möglich ist. Ein weiterer Vorteil der Silberlösung

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

liegt darin, daß sich im Beginn der Überfärbung nur die N dunkel, die Umgebung dagegen meist hellbraun färbt, so daß die N-Begrenzung auch am überfärbten Präparat längere Zeit erhalten bleibt.

Als Färbungsbehelf für die Mn R verwende ich — statt der teuren Siebgefäße aus Glas — solche, die ich mir aus den für Malzwecke käuflichen Aluminiumschälchen herstelle, indem ich mit einem Nagel (von innen heraus!) in den Boden und in die Seitenwände kleine Löcher steche. Als Handhabe dient ein aus Draht gefertigter, in zwei Löchern befestigter Bügel. Die Siebgefäße sind bei der Mn R zur Kontrolle des Fortganges der Färbung in der dunklen Lösung und namentlich zur Ausführung der Simultan- und Sukzessivfärbung unentbehrlich. Zur Ausführung der Ag R benützt man kleine Glasschälchen, am besten mit flachem Boden, um die Ausfärbung im auffallenden und durchfallenden Lichte kontinuierlich betrachten zu können.[1]

Die gefärbten Präparate lassen sich eine Zeitlang in Alkohol oder Formaldehyd konservieren, mit der Zeit jedoch geht in beiden Flüssigkeiten in vielen Fällen die Färbung zurück oder die Objekte nehmen im ganzen eine bräunliche Färbung an und werden unscheinbar. Die verblaßten Präparate lassen sich häufig durch neuerliches Einlegen in die Färbungsflüssigkeit wiederherstellen, ein Beweis für die große spezifische Affinität der N zu geeigneten Metallsalzen. Die Ursache des Verblassens in Formalinlösung ist wahrscheinlich das Auftreten von Ameisensäure; übersättigt man die Formalinlösung mit Natriumbikarbonat, so hält sich das Präparat viel länger gefärbt.

Die Färbbarkeit der Nn ist nach Art und Gattung eine sehr verschiedene; die meisten Pflanzen haben leicht färbbare Nn; schwer färbbar sind die Nn von *Saponaria*, *Stellaria* und wie es scheint, der *Caryophyllaceae* überhaupt, desgleichen von *Convolvulus*, *Calystegia*, *Ipomea*, *Cuscuta*, also anscheinend der *Convolvulaceae*; gar nicht färbbar sind die Nn der meisten Orchidaceae. Die unentwickelten Nn aller Pflanzen sind schwerer färbbar als die reifen. Konzentrierte und heiße Lösungen sind selbstverständlich wirksamer als schwache und kalte.

Die Färbungsdauer beträgt je nach den Färbungsbedingungen Bruchteile einer Minute bis Stunden, die Intensität der Färbung schwankt von hellbraun bis braunschwarz.

Wenn die Einwirkung nicht zu weit getrieben wurde (normale Färbungsbedingungen), färbt sich in charakteristischer Weise bloß der Bereich der N — so insbesondere bei unter der Lupe erkennbaren (langpapillösen) Nn das gesamte papillenbedeckte Areale —, bei zu starker oder zu langer Einwirkung (forcierte

[1] Anm. während der Korr. Bei ganz kleinen Nn, die in großen Flüssigkeitsmengen verloren gehen, läßt sich die Mn R und die Ag R am besten in hohlgeschliffenen Objektträgern ausführen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bedingungen) geht die Färbung über die eigentliche N hinaus auf die angrenzenden Teile, besonders auf den Griffel und Fruchtknoten über (Überfärbung).

Eine Rückdifferenzierung der Überfärbung bei der MnR läßt sich durch Behandlung in kalter oder erwärmter Lösung von Wasserstoffsuperoxyd (H_2O_2) erzielen, da die N die Permanganatfärbung viel zäher festhält als die nicht narbenspezifischen Teile. Eine Rückdifferenzierung bei Überfärbung in Silberlösung habe ich bisher nicht versucht, sie ist aber bei der Möglichkeit kontinuierlicher Beobachtung in der durchsichtigen Lösung überflüssig.

Als eigentliche NF ist nur eine meist scharf begrenzte und intensive Oberflächenfärbung anzusehen. Die Überfärbung, das Übergreifen der Färbung von der N auf die sterile Umgebung ist, wie bereits erwähnt, namenlich bei der Silberfärbung durch den geänderten und meist schwächeren Farbton kenntlich. Von der oberflächlichen Überfärbung ist die Tiefenfärbung zu unterscheiden, die dadurch entsteht, daß das Reagens bei zu starker oder zu langer Einwirkung im Bereich der N-Haut in das substigmatische Gewebe eindringt, dort über die Grenze der N hinaus sich in die Tiefe ausbreitet und gegen die Oberfläche außerhalb der N durchscheint (siehe *Lamium purpureum*, Fig. 6 verglichen mit Fig. 5).

Als normale Färbungsbedingungen sind daher diejenigen Faktoren der Konzentration, Temperatur und Einwirkungsdauer des Färbungsmittels zu bezeichnen, unter denen die reife N sich ausfärbt, im Gegensatz zur forcierten Färbung, bei welcher eine Überfärbung oder Tiefenfärbung eintritt.

Von der Überfärbung, d. i. dem kontinuierlichen Übergreifen der Färbung auf die Umgebung der N ist die akzidentelle Färbung von Blütenteilen zu unterscheiden, die normalen Färbungsbedingungen unterliegen: offene Antheren, Sprengnähte von Kelch- und Blütenblättern *(Sambucus Ebulus)*, Pollenbelag (vgl. *Dicentra*, Fig. 74 bis 78), sowie das Rostellum der Orchidaceae (vgl. Tafelerklärung zu *Cattleya*, Fig. 32 bis 35).

Zur Färbung benützt man am besten frisches, lebendes Material; aber auch in Alkohol oder Formalin konserviertes und Herbar-Material läßt sich meist mit gutem Erfolg zur FR verwenden. Die Methode ist nämlich, wie gezeigt werden wird — korrekt ausgeführt — imstande, die anatomisch und physiologisch bestimmten Stadien, in welchen sich die Blüte nach dem jeweiligen Stande der Anthese befindet, durch die FR kenntlich zu machen. Es soll daher nur in natürlicher Entwicklung befindliches Material zur Untersuchung verwendet werden. Das trifft nur bei frischem lebendem oder bei in frischem Zustande rasch getötetem und gut konserviertem Material zu. Blüten, die nicht unter natürlichen Verhältnissen aufgeblüht sind, zeigen nicht immer normale morphologische und physiologische Verhältnisse der Nn. FRn, die an

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

einem gequälten Blütenmaterial erhoben wurden, lassen keine sicheren Schlüsse zu. Da sich immer auch der an den Nn und anderen Blütenteilen haftende Pollenbelag mitfärbt, empfiehlt es sich, vor dem Einlegen in die Färbungsflüssigkeit die Blütenteile zur Entfernung anhaftender Pollenmassen und sonstiger Fremdkörper in Wasser zu quirlen oder vorsichtig zwischen den Fingern zu walken.

Den besten Überblick über das tinktorielle Verhalten eines zu untersuchenden Objektes in morphologischer und physiologischer Beziehung, also über sämtliche Stadien der N gibt die Simultan- und Sukzessivfärbung.

Die Simultanfärbung geschieht durch genau gleichzeitige und gleichartige Behandlung verschieden alter Nn der gleichen Art, am besten des gleichen Pflanzenindividuums. Man kann auch einen ganzen Blütenstand, wenn erforderlich nach vorsichtiger Freilegung der Nn, zum Zweck der Simultanfärbung in die Flüssigkeit tauchen (Beispiel für Simultanfärbung: *Dicentra*, Fig. 74 bis 78).

Da die meisten Pflanzen durch mehrere Tage oder wenigstens Stunden ausdauernde Blüten haben, kann man Blüten verschiedenen Alters und daher verschiedener Entwicklung gleichzeitig an demselben Pflanzenindividuum finden und zur Simultanfärbung verwenden. Wenn dies nicht der Fall ist, kann man verschiedene Stadien mit einer Lösung von gleicher Konzentration getrenntzeitlich färben oder man kann die verschiedenen Stadien nacheinander konservieren und auf einmal, simultan färben. Das setzt voraus, daß die Konservierung die ursprüngliche Färbungstendenz unverändert läßt, was nach den bisherigen Erfahrungen auch der Fall zu sein scheint.[1]

Die Sukzessivfärbung der reifen Einzel-N verfolgt man durch fraktionierte Beobachtung der Färbungsvorgänge in der Permanganatlösung oder durch kontinuierliche Beobachtung in der Silberlösung, indem man die verschiedenen Färbungsstadien (Initialfärbung, terminale oder Maximalfärbung und eventuell Überfärbung) an der gleichen N nacheinander beobachtet. (Beispiele: *Cattleya*, Fig. 32 bis 35; *Glechoma*, Fig. 10 bis 12; *Iris*, Fig. 81 bis 84; *Juglans*, Fig. 48, 49; *Lamium maculatum*, Fig. 1 bis 3; *Lamium purpureum*, Fig. 5, 6; *Papaver*, Fig. 97 bis 100; *Salvia pratensis*, Fig. 13 bis 17).

Sowohl bei der Simultan- als bei der Sukzessivfärbung wird das Aussehen der N vor der Färbung und jedes Färbungsstadium notiert und am besten gezeichnet, damit man die einzelnen Phasen später miteinander in der Bilderserie vergleichen kann.

Bei jeder N-Beobachtung mittels Färbung ist das Stadium der Staubgefäßentwicklung und der Anthese überhaupt festzuhalten, denn die Färbungsergebnisse an der N können nur im Zusammenhang mit dem gesamten Blütenbau und mit dem Zusammenspiel

[1] Anm. während der Korr.: Die Konservierung Alkohol scheint eine künstliche Reifung, eine Terminalfärbung, zu bewirken.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

aller Teile richtig beurteilt werden. Die Beobachtung der N im nativen Zustand und das Verfolgen der Färbung geschieht vorteilhaft unter einer binokularen Lupe. Die feinere Skulptur der N-Oberfläche studiert man trotz der geringeren Übersicht besser unter schwacher mikroskopischer Vergrößerung (eventuell unter der üblichen Aufhellung des Gewebes durch KOH oder Chloralhydrat).

Beweise für die Spezifizität der Stigmatochromie.

Die Färbbarkeit der Pflanzengewebe mit Schwermetallsalzen kommt nicht bloß an der N vor. Die N-Färbung ist nur ein Spezialfall der allgemeinen Metallophilie bestimmter Pflanzengewebe unter normalen Färbungsbedingungen und aller Pflanzengewebe unter forcierten Färbungsbedingungen (extrastigmatische Färbung). Die Metallsalzfärbung ist daher bloß am N-Träger, dem Orte der N, für den Nachweis der N charakteristisch.

Positive MnR zeigen: *a)* das Epiblem der Keimwurzel; *b)* die Nn der meisten Blütenpflanzen; *c)* submerse Teile von Wasserpflanzen (Blätter von *Elodea*, *Lemna)*; *d)* Pollenkörner und Sporenlager (Hymenomyzeten); *e)* die Basalzellen der Blatt-Trichome von *Pelargonium*; *f)* verwundete und abgestorbene Teile aller Art, wie die geöffneten, nicht aber die geschlossenen Antheren, Sprengnähte an Blumenblättern, das Rostellum von Orchideen etc.

Negative MnR zeigen: *a)* die normal kutikularisierten Oberflächen sämtlicher Pflanzenteile; *b)* Trichome im allgemeinen, auch modifizierte Trichome, wie die Zuckerhaare von *Verbascum* und die Futterhaare von Orchideen (in unverletztem Zustande); *c)* Nektarien; *d)* die Nn von Orchideen ganz oder teilweise; *e)* die sterilen Nn, z. B. von Umbelliferen (Sprengel's Scheinpistille), überhaupt funktionslos gewordene Nn (Scheinzwitter).

Aus der vergleichenden Betrachtung der im vorstehenden zusammengestellten Vorkommnisse von positiver und negativer FR geht hervor, daß sich sämtliche Fälle in die Wiesner'sche Erklärung der Reaktion des Epiblems einfügen. Resorptionsfähigkeit und Metallspeicherungsvermögen sind die gemeinsame Färbungsursache.

Positive MnR geben Teile, die mit einem nicht oder nur schwach kutikularisierten Epithel bedeckt sind und Resorptionsfähigkeit besitzen. Dazu gehört auch die N-Haut, da ihr die besondere Fähigkeit innewohnt, ein Keimbett für den Pollen und bei Fehlen eines Griffelkanals auch eine Eindringungsstelle für den Pollenschlauch abzugeben. Auch die Färbbarkeit der Basalzellen der Blatthaare von *Pelargonium* im Gegensatz zu diesen Haaren selbst und zu anderen Trichomen findet in der Funktion der Basalzellen eine Erklärung: sie sollen (nach Paul F. F. Schulz,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Unsere Zierpflanzen, Leipzig, 1909, p. 109) als wasserabsorbierende Organe dienen.

Daß es sich nicht bloß um Aufnahmsfähigkeit für Wasser allein, sondern direkt um eine Speicherungsfähigkeit für Schwermetalle handelt, beweisen die Blätter der Unterwasserpflanzen, die positive Mn R geben. Sie sind auch im natürlichen Zustande nach Molisch (Sitzungsber. der Wiener Akad. der Wiss. 18, Abt. I., 1909 und 19. Abt., I., 1910) eisen- und manganspeichernd und geben mit diesen Metallen eine natürliche Färbung.

Die Fälle mit negativer Mn R betreffen dagegen Teile, die mit schwer oder gar nicht permeabler Kutikula bedeckt, daher nicht resorptionsfähig sind; aus dem gleichen Grunde dürften sich die Nektarien und wohl auch andere Exkretionsorgane nicht färben.

Die Mn R ist dagegen unabhängig von der Oberflächenskulptur der N; sie kann gleich stark positiv sein an glatten wie an rauhen, an feuchten wie an trockenen Nn. Nicht der Besitz von Papillen, sondern bloß eine bestimmte chemisch-physiologische Beschaffenheit der Gewebeoberfläche der N, welche das Keimen, beziehungsweise das Eindringen des Pollenschlauches ermöglicht, scheint die Grundlage der Stigmatochromie zu sein.

Bei den bisher untersuchten Pflanzen (bis Ende 1923 waren es etwa 119 Gattungen mit 153 Arten aus 58 Familien) erwiesen sich nur diejenigen Teile des Gynözeums als färbbar, die durch ihr morphologisch-topisches Verhalten als eigentliche N oder Konzeptionsstelle, d. h. als Haft- und Keimstelle des Pollens bekannt sind. Die FR ist daher am Gynözeum für die N charakteristisch insofern, als sich am N-Träger nur die N färbt.

Dies ist bei den papillösen oder Rauh-Nn eindeutig zu erkennen: an diesen fällt der Bereich des Papillenbesatzes — der gewöhnlich als morphologisches Hauptcharakteristikum der N gilt — mit dem Färbungsbereich des N-Trägers genau zusammen; nur der Papillenbereich nimmt die charakteristische hellbraune bis braunschwarze Färbung an und grenzt so die N von der nicht oder nur schwach gefärbten Umgebung scharf ab (siehe *Chelidonium*, Fig. 27 bis 31; *Tulipa*, Fig. 94 bis 96; *Magnolia*, Fig. 101, 102; *Paeonia*, Fig. 90, 91).

Bei glatten Nn, die keine deutlichen Papillen tragen, läßt die Lupenbetrachtung die Grenze der eigentlichen N in der Regel nicht erkennen. Auch die mikroskopische Untersuchung der N-Oberfläche und ihrer Beziehung zum Leitgewebe dürfte die Grenze der eigentlichen N und ihrer jeweilig reifen Teile nur schwer, jedenfalls nur umständlich, erkennen lassen. Da aber auch bei glatten Nn regelmäßig nur bestimmte Stellen der Oberfläche des N-Trägers die FR geben, so sind wir berechtigt, per analogiam auch die positiv reagierenden Teile der Glatt-N als die eigentlichen Nn, beziehungsweise ihre reifen Teile zu bezeichnen und sie von

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

den nicht empfänglichen (sterilen) Teilen der N im weiteren Sinne, vom N-Träger, durch die F R abzugliedern (siehe *Ajuga reptans*, Fig. 8, 9: *Glechoma*, Fig. 10 bis 12: *Lamium maculatum*, Fig. 1 bis 3; *Myosotis*, Fig. 105).

Nicht selten ist die eigentliche N glatt, ihre Umgebung pseudopapillös, so daß eine Verkennung der eigentlichen N um so näher liegt (*Berberis*, Fig. 65 bis 67).[1]

Wenn man die anatomischen Grundlagen der Stigmatochromie prüfen will, so drängen sich schon jetzt folgende Fragen auf:

a) Welche Vorgänge spielen sich unter der Einwirkung des Färbungsmittels ab? *b)* Wodurch unterscheidet sich in jedem Fall, also auch bei nicht verschleimenden Zellen, das empfängnisfähige Gewebe der N-Oberfläche, die N-Haut, von dem sterilen Gewebe der Umgebung, d. h. welches ist das Charakteristikum der »Narbenzelle« gegenüber der nicht spezifischen Oberhautzelle? *c)* Wodurch unterscheidet sich der bereits reife (empfängnisfähige) Teil der N-Haut von dem noch unreifen? *d)* Welche sind die anatomischen Vorgänge beim Durchtritt des Pollenschlauches durch die N-Haut (Belegungsspur)? *e)* Welche sind die postfloralen Veränderungen der N-Haut und der übrigen Gewebe?

Diese und ähnliche Fragen werden durch die anatomische Ergänzungsuntersuchung zur Stigmatochromie präziser als bisher zu beantworten sein. Wohl sind schon viele Arbeiten auf diesem Gebiet in der Literatur niedergelegt, z. B. in der zusammenfassenden klassischen Arbeit von Dalmer (Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen, Jenaische Zeitschr., 1880), aber die durch die bisherigen anatomischen Untersuchungen gewonnene Erkenntnisse reichen nicht aus, um die im folgenden noch zu ergänzenden Ergebnisse der Stigmatochromie und der N-Biologie überhaupt ganz zu erklären. Untersuchungen unter Berücksichtigung

---

[1] Im Jahre 1793 hat Sprengel nachgewiesen, daß sich Kölreuter in der Bestimmung des Sitzes der Narbe von *Iris* geirrt hat. Daß aber 1911 trotz der Fortschritte in der Biologie und Mikroskopie der Sitz einer Narbe noch fraglich sein konnte, beweist der Streit über die Narbe von Berberis.

Schon Sprengel hat den Rand des Narbenkopfes richtig als Narbe erkannt. Nach Goebel (Entfaltungsbewegungen, 1920, p. 349) ist auch die obere Fläche der Narbe mit kurzen Papillen besetzt, aber Goebel hat hier Pollen nie keimen gesehen, während er am klebrigen Narbenrand Pollenschläuche in Menge leicht nachweisen konnte. Das geht auch aus mikroskopischen Zeichnungen hervor, die mir Herr Prof. Porsch freundlichst zur Verfügung gestellt hat. Dagegen hält Kirchner (Blumen und Insekten, zitiert nach Goebel) noch 1911 den oberen Teil der Scheibe für die eigentliche Narbe, während er die Papillen des Scheibenrandes als eine Art von Sammelhaaren betrachtet, welche die Pollenkörner, die hier angeblich nicht keimen, festhalten, bis sie von Insekten abgeholt werden. Zum gleichen Resultat kam nach Knuth (Handb. III/1, p. 302) auch Halsted, 1889. Daraus sieht man, daß die Stigmatochromie bei Fragen der Narbenlokalisation und Narbenreifung ein gewichtiges Entscheidungswort in die Wagschale werfen kann.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

der Gesichtspunkte der FR sind im Gang und werden Gegenstand einer folgenden Mitteilung sein.[1]

Während nach meinen bisherigen Erfahrungen die positive FR der Blüten-N eine allgemein verbreitete und regelmäßige Erscheinung ist, konnte ich eine negative Reaktion bisher bloß in zwei Fällen sicher feststellen: *a)* bei den meisten Gattungen der *Orchidaceae*, *b)* bei *Vinca*.

Die als Spiegel-N bekannten N-Bildungen zahlreicher von mir untersuchter einheimischer und einiger exotischer Orchideen zeigten durchaus negative Reaktion; sie blieben selbst unter forcierten Färbungsbedingungen ungefärbt, wenn nicht Tiefenfärbung eintrat. Nur wenige Orchideen bilden eine Ausnahme: ganz die Gattung *Cypripedium*, halb die Gattungen *Cattleya* und *Ceologyne*, *Cypripedium (Crossianum?*; unser einheimisches *Cypripedium* konnte ich nicht untersuchen) gibt (Fig. 45, 46) eine normale positive Mn R: die N färbt sich in toto braunschwarz; bei *Cattleya* (Fig. 32 bis 35) und *Coelogyne* ergibt die Mn R den auffallenden Befund, daß sich neben der ungefärbt bleibenden Spiegel-N zwei distinkte Stellen ausfärben, welche der Spiegel-N an der Labellumseite des Einganges in den N-Kanal direkt anliegen.

Diese merkwürdigen Ausnahmen bei den Orchideen lassen sich in folgender Weise erklären: *Cypripedium*, dessen N in toto reagiert, hat nach Darwin (Orchideen, übersetzt von Carus, II. Aufl., 1899, p. 194 f) als einzige unter den Orchidazeen eine Trocken-N, alle anderen Orchideen dagegen besitzen eine sogenannte Spiegel-N, welche eine schleimig verquollene, also modifizierte Gewebsmasse darstellt. Schönichen (Mikrosk. Praktikum, Leipzig, 1922, p. 108) gibt für die Spiegel-N von *Orchis maculata* folgende Charaktere an: »Das mikroskopische Bild zeigt uns, daß die Oberfläche der N von sehr locker zusammengefügten, zum Teil papillenartig vorragenden, langgestreckten Zellen gebildet wird, die auf einem parenchymatischen Grundgewebe ruhen. Das Innere der N-Zellen, die als die Erzeuger des in unseren Präparaten in zahllosen Tröpfchen sich bemerkbar machenden N-Schleimes anzusprechen sind, enthält zahlreiche Vakuolen — ber *Orchis militaris* und wohl auch bei anderen Arten finden wir als Plasmaeinschlüsse eine größere Menge starklichtbrechender Körner«. Ein mir vorliegendes Präparat von *Cattleya* sp. zeigt, daß die unterlippenseitige, färbbare Nachbarschaft der Spiegel-N tatsächlich eine N darstellt, und zwar eine anscheinend weniger verquollene als die Spiegel-N selbst, und daß diese Stelle belegungsfähig ist, was man

[1] Diese ist bereits im Gang und ergibt solche Resultate, daß ich nicht genötigt bin, das vor einem Jahre im wesentlichen fertiggestellte Manuskript irgendwie zu ändern. Als wichtigstes Ergebnis: Bei den Mn R färbt sich bloß der protoplasmatische Inhalt, nicht aber die Wand der N-Zelle. Die Mn R beruht daher, da sich das Protoplasma sämtlicher Zellen färbt, auf der größeren Permeabilität der Wand der eigentlichen N-Zellen gegenüber den Oberflächenzellen der N im weiteren Sinne.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

an den auf ihr keimenden Pollenkörnern erkennt. Ferner ergibt die Oberflächenbetrachtung unter der binokularen Lupe, daß der sich färbende Teil der N eher das Aussehen einer Trocken-N als einer Spiegel-N besitzt.

Wir haben also bei den Orchideen zweierlei, beziehungsweise dreierlei anatomisch verschiedene Arten von Nn, beziehungsweise N-Teilen: erstens positiv reagierende Trocken-Nn, zweitens nicht reagierende Spiegel-Nn und drittens gemischte Nn, die einen färbbaren und einen nicht färbbaren Teil besitzen.[1]

Vinca zeigt im Laufe der Anthese die frühzeitige Umwandlung der wie eine Trocken-N aussehenden Oberfläche der jungen N in eine unregelmäßig geformte verquollene klebrige Masse (Fig. 103, 104); auch hier färbt sich die N entweder gar nicht oder nur unregelmäßig. Nebenbei die Bemerkung: vielleicht stellt der Haarschopf am Kopfe des N-Gebildes den Rest einer ursprünglichen Papillen-N dar, so daß auch hier zwei Modifikationen der N nebeneinander vorliegen würden (ähnlich wie die Fegehaare der Kompositen modifizierte N-Papillen darstellen dürften).

Das Gemeinsame in beiden Ausnahmsfällen ist demnach die eigenartig modifizierte Beschaffenheit, die Verquellung des N-Gewebes, dessen Zellwände offenbar die normale Affinität zu Metallsalzen verloren haben.

Wir können daher die Nn nach ihrer anatomischen Beschaffenheit und ihrem tinktoriellen Verhalten einteilen in solche, deren Zellen ihre Gewebsnatur behalten, und diese als eigentliche zellgewebige N (Histostigma) unterscheiden von den Nn mit verquollenem Zellinhalt, Verquellungs-N (Gelostigma). Die ersteren kann man wieder je nach der starken oder schwachen Ausprägung der Papillen einteilen in Rauh-Nn und in Glatt-Nn, und beide wieder in Trocken-Nn und Feucht-Nn; letztere leiten offenbar zu den Verquellungs-Nn über (vgl. Schönichen a. a. O.).

---

[1] Aus der neuen Literatur konnte ich folgendes entnehmen: Fitting (Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände, Zeitschr. für Bot., I. Jahrg., 1909, p. 26) fand beim Studium der durch die Bestäubung induzierten postfloralen Vorgänge bei *Phalaenopsis amabilis,* »daß es in erster Linie, wenn nicht allein, der oberste Teil der Narbenfläche und der unter ihr gelegenen Gynostemiumzellen ist, der durch Verwundung so beeinflußt werden kann, daß sich die Blüte schließt«. Er findet also eine biologische Inäqualität der Narbenteile mit einer besonderen Bedeutung des oberen Medianteiles.

Hirmer (Beiträge zur Organographie der Orchideenblüte, Flora, 1920, p. 213 ff.) bringt eine sehr wertvolle Arbeit über die Anatomie der Orchideenblüte, aus welcher für unseren Zweck leider nur die Bemerkung wichtig ist, daß man als Rostellum die nicht mehr belegungsfähige Narbe des medianen Fruchtlappen bezeichnet. Eine Andeutung über anatomische Verschiedenheiten der drei Narbenlappen von *Cattleya* und *Coelogyne* finde ich bei Hirmer nicht. Nur aus der Fig. 67 *(Cattleya Chocoensis)* bei Pfitzer (Orchidaceae in Engler-Prantl) erkennt man eine Dreiteilung der Narbe von *Cattleya.* Im Text wird darauf nicht eingegangen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Aus dem bisher Gesagten geht ferner hervor, daß der negative Ausfall der N F R bei einzelnen Pflanzengattungen kein Beweis gegen ihre narbenanzeigende Spezifität ist; dagegen muß der positive Ausfall der Probe als charakteristischer Indikator der N angesehen werden. Vielleicht werden sich auch andere Farbstoffe dort bewähren, wo $KMnO_4$ versagt. Bemerkenswert ist jedenfalls, daß Knuth (a. a. O. II/2, p. 473) mit seiner Kupferreaktion bei *Orchis* keine N-Färbung erwähnt.

Schließlich sei auf einige Untersuchungsmittel hingewiesen, die teils zur Kontrolle, teils zur Ergänzung der Stigmatochromie dienen.

Das Studium des Pollenbelages gibt die am wenigsten verläßlichen Resultate: der Pollen haftet oft in großen Klumpen auch an anderen Stellen als an der N selbst und an dieser nicht immer mit Einhaltung der eigentlichen Grenzen. Lose anhaftender, nicht durch die Keimschläuche verankerter Pollen läßt sich aber ziemlich leicht abstreifen, namentlich in Wasser. Anders, wenn der Pollen Schläuche in das Gewebe getrieben hat: dann haften die Pollenkörner wie angenähte Knöpfe, lassen sich unter dem Mikroskop bewegen, aber nicht unversehrt losreißen und sind daher ein Index für die Lokalisation der N. Die anhaftenden, auf der N gekeimten und in diese eingedrungenen Pollenkörner bieten sich manchmal in drei Formen dar, und zwar erstens in der natürlichen Beschaffenheit, also in Form, Farbe und Größe des frischen Pollenkorns, zweitens in der Form der Quellung (meißt größer, kugelig, wenn früher anders gestaltet und meist schwächer lichtbrechend), drittens in der Form entleerter Pollenkörner; wir wollen sie Pollenbälge nennen; die vollen Pollenkörner erscheinen z. B. bei *Geranium Robertianum* intensiv gelb, die leeren Bälge als blasse Häutchen. Ähnliche Beobachtungen machte ich bei *Papaver Rhoeas* (Fig. 97, 98) und *Convolvulus arvensis* (Fig. 38 bis 40, Erklärung).

Polleneindringungs- oder Belegungsspuren habe ich bisher mit einiger Wahrscheinlichkeit an *Juglans* beobachtet (Fig. 48 bis 50). Die beiden Nn haben die Form eines mehrblättrigen, vielfach gekerbten Hahnenkammes; an den Spitzen der Nn liegen nach der Mn R die eigentlichen, diskontinuierlichen Empfängnisstellen. Die gleichen Stellen erscheinen an der Nn reifer Blüten und den durch mindestens 3 bis 4 Wochen grün bleibenden Nn junger Früchte gebräunt. Diese natürlichen Bräunungsstellen entsprechen offenbar den Eindringungsstellen der Pollenschläuche, welche sich — wie alle Verletzungsstellen bei *Juglans* — an der Luft verfärben. Es wird eine lohnende Aufgabe sein, bei dieser und anderen Pflanzen mikroskopisch nach Belegungsspuren zu suchen.

Die bei *Juglans* beschriebene Beobachtung ist möglicherweise nur ein Sonderfall einer häufig verbreiteten Erscheinung, die ich

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mit dem Namen der postfloralen Eigenverfärbung der Nn bezeichnen möchte: bei sehr vielen Pflanzen verfärbt sich am Ende der Anthese die nicht abgrenzbar gewesene N so auffallend stark, daß ein Färbungsbild zustande kommt, gleich dem bei der künstlichen FR (*Philadelphus*, Fig. 58, *Umbelliferae*). Dagegen hält die an manchen Pflanzen, z. B. an *Salvia pratensis* zu beobachtende natürliche NF, die zu einem Teile des Schauapparates geworden ist, die Grenze der eigentlichen N in der Regel nicht ein.

Biologische Ermittlungen mit Hilfe der Stigmatochromie.

1. Ontogenetische Ausbildung der *N* (*N*-Reifung).

Bei der Simultanfärbung von verschieden alten Blüten derselben Art — am besten bei der Simultanfärbung eines ganzen Blütenstandes — kann man feststellen, daß die Ausdehnung und Intensität der Färbung der unreifen N kleiner ist als die der reifen. Man kann daher aus der Ausdehnung und Intensität der Färbung einer N unbekannten Alters im Vergleich mit dem Färbungsbilde der reifen N auf das Reifestadium der N schließen. Die postflorale Eigenfärbung der N gleicht in Aussehen und Ausdehnung der ausgefärbten reifen N.

Am Blütenstand folgt die Ausdehnung und Intensität der Färbung der Nn gleichsinnig der Aufblühfolge. Es läßt sich daher die Auflösung komplizierter Infloreszenzen durch die stigmatochromatische Feststellung der Reihenfolge der N-Reifung erwarten. Die Stigmatochromie zeigt ferner die Dichogamie, das zeitliche Verhältnis der Reifung der N und der Antheren mit großer Sicherheit auch dort an, wo morphologische Merkmale für die Beurteilung etwaiger Dichogamie fehlen. In vielen Blüten, z. B. bei Kampanulazeen und Kompositen ist freilich die Frage der Dichogamie auch ohne FR schon morphologisch allein zu entscheiden, da im männlichen Zustande die Griffeläste aneinandergelegt, im weiblichen aufgerollt und die papillenbedeckten Teile nach außen gekehrt sind; in den Fällen aber, wo auffallende Form- und Lageveränderungen der N während der Anthese nicht eintreten, ist die Frage der Dichogamie durch direkte Beobachtung schwer zu beantworten. In diesen Fällen bietet die FR ein verläßliches diagnostisches Hilfsmittel, da auch hier ein ähnlicher Analogieschluß, wie wir ihn oben beim Übertragen der Färbungserscheinungen an der papillösen N auf die Glatt-N gezogen haben, berechtigt ist. Wenn bei Nn mit morphologisch erkennbarer Reifung die ausgereiften Stadien sich leichter färben als die Frühstadien, so muß auch bei Nn ohne morphologisch erkennbare Reifung das Stadium der leichten und ausgedehnten Färbbarkeit als Endstadium, das der schweren und eingeschränkten Färbbarkeit als Frühstadium angesprochen werden. Ein besonders lehrreiches Beispiel dieser Art gibt die Blüte von *Aspidistra* (Fig. 59 bis 64). Nach der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Darstellung von Paul F. F. Schulz, Unsere Zierpflanzen, Leipzig, 1909, p. 52 f. soll *Aspidistra elatior* eine an der Oberseite der N-Scheibe liegende, aus vier breiten Strahlen bestehende N besitzen. Auf diesen Strahlen soll nach verschiedenen Angaben das N-Gewebe in den rinnenförmigen Vertiefungen der N-Strahlen sich befinden.[1]

Nach der Mn R stellt sich die N in folgender Weise dar (Fig. 61 bis 64): vom Zentrum der Oberseite des pilzhutförmigen N-Trägers gehen kreuzförmig vier Hauptstrahlen aus, die am Rande des N-Trägers durch einen gelappten breiten, auf die Unterseite übergreifenden Kreis von N-Gewebe verbunden sind und so die Oberfläche der N in vier Hauptsektoren teilen; aus der Mitte der Rand-N jedes Sektors, dort, wo sich der Rand zur Herstellung einer Durchtrittspforte für den Insektenbesuch einkerbt, schlägt sich je eine von der Peripherie gegen das Zentrum gerichtete, dieses nicht immer erreichende N-Schlinge zurück, wodurch auf der Oberseite vier Haupt- und vier Nebenstrahlen entstehen. Die N-Strahlen sind nicht einfach, sondern gewöhnlich aus drei mehr oder weniger parallelen, kontinuierlichen oder diskontinuierlichen Teilstrahlen zusammengesetzt, die den gratförmigen Kämmen von N-Leisten entsprechen. Die Furchen zwischen den Streifen eines Strahles sowie die Flächen zwischen den einzelnen Strahlen, also der größte Teil der N-Oberfläche, färben sich nicht oder nicht charakteristisch intensiv, gehören also nicht zur eigentlichen N, während man bis jetzt die Furchen zwischen den Leisten, nicht aber diese selbst als N angesehen hat. Noch weniger hat man daher morphologisch feststellen können, ob die Blüte proterogyn oder proterandrisch ist. Die Mn R zeigt nun (Fig. 61), daß schon in den jüngsten Knospen — lange vor der Entlassung des Pollens aus den Antheren — die N sich fast ebenso willig färbt als im vollreifen Zustande; die Blüte von *Aspidistra* ist demnach durch die Mn R als proterogyn erwiesen.

Bei unreifen Nn tritt die Färbung in geringerer Ausdehnung auf als an der reifen und schreitet unter normalen Färbungsbedingungen nicht weiter fort, sie beschränkt sich auf den bereits reifen Teil der N. Bei den reifen Nn nimmt die Färbung bei vorsichtiger Durchführung meist an einer Stelle den Anfang (Initialfärbung) und setzt sich, je nachdem die einzelnen Teile der N anatomisch gleichzeitig und gleichwertig entwickelt sind oder nicht, in gleicher oder schwächerer Intensität kontinuierlich oder fleckenweise sukzessiv auf das ganze Areale der N fort (Terminalfärbung).

---

[1] Diese Angabe findet sich bei Knuth-Loew (Handb. der Blütenbiologie, III/1, 1904, p. 142) der sich auf Yasuda (1894), aber auch auf Buchenau (1867) bezieht, »da die Papillen derselben (der N) nur oberseits in den vier Rinnen des *N*-Kopfes angebracht sind«. Buchenau (Bot. Ztg., 1867, p. 220 f.) gibt an, daß die längsten *N*-Papillen und das die Pollenschläuche leitende Zellgewebe sich der grubig vertieften Mitte der vier Sektoren entwickle.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Als eigentliche N ist daher nur der färbbare Teil der N im weiteren Sinne oder richtiger des N-Trägers zu bezeichnen. An diesem sitzt die N entweder hauptsächlich am Rande (Pleurostigma) meist bei kopfigen Nn (vgl. *Berberis*, Fig. 65 bis 67; *Myosotis*, Fig. 105; *Dicentra*, Fig. 74 bis 78; *Chelidonium*, Fig. 27 bis 31 und Hohl-Nn *(Knautia*, Fig. 87, 88) oder hauptsächlich an der Spitze (Akrostigma) (vgl. *Campanula*, Fig. 72, 73; *Euphorbia*, Fig. 80; Kompositen). Aus später zu erörternden entwicklungsgeschichtlichen Gründen wollen wir den häufigen Fall, daß die N nur einen Teil des N-Trägers bedeckt als Merostigma, die seltene totale Bedeckung des N-Trägers durch die N als Holostigma bezeichnen.

Die anatomische Außenbetrachtung der N-Oberfläche läßt in den untersuchten Fällen als Parallelerscheinung erkennen, daß dem Orte der stärksten Färbung (tinktorielle Optimalstelle) eine Vollentwicklung der Papillen, wo solche vorhanden sind, entspricht (anatomische Optimalstelle), während in der Richtung der Abnahme der Färbungsintensität die anatomische Vollkommenheit der N-Papillen abklingt (vgl. FR von *Papaver*, Fig. 99, 100 und die Papillendarstellung nach Schönichen, Fig. 106). Auch hier ist es statthaft, die Erfahrungen an der Rauh-N auf die Glatt-N zu übertragen.

Aus dem allgemeinen Naturgesetz, daß hoch organisierte Teile sich früher ausbilden, als rudimentäre, kann man fast aprioristisch als Postulat ableiten, daß die tinktorielle Optimalstelle der N, die, wie wir gesehen haben, zugleich die Stelle der optimalen anatomischen Entwicklung ist, jeweilig auch der Stelle der Initialfärbung entspricht, d. h. der Stelle, an welcher die Färbung an der N zuerst auftritt. Die Beobachtung an zahlreichen Fällen bestätigt diese Forderung: die tinktorielle und anatomische Optimalstelle ist zugleich die Stelle der Initialfärbung und, da die Färbung der Indikator für die Reife einer N ist, zugleich die Primärstelle der N-Reifung.

Es besteht aber zugleich eine Koinzidenz der primären N-Reifungsstelle (-Färbungsstelle) und der optimalen Belegungsstelle.

Als optimale Belegungsstelle einer N ist diejenige Stelle zu bezeichnen, an welcher nach der jeweiligen Blüteneinrichtung die häufigste und innigste Berührung der N mit dem pollentragenden Bestäubungsvermittler, beziehungsweise bei Selbstbestäubung mit der eigenen Anthere oder der Eigenpollenstreuung stattfindet; es sind diejenigen Stellen, die in der Mitte des Bestäubungsweges, im Bestäubungsradius, liegen, wobei wir als Bestäubungsweg die Strecke bezeichnen, die der Pollen innerhalb der Blüte zurücklegt, um aus der Anthere derselben oder einer anderen Blüte auf die zugehörige N zu gelangen. Der Weg ist

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gegeben durch die Richtung, welche der Blütenbau dem Betäubungsvermittler durch Fixation des Ortes der Nektar- oder Pollenabgabe vorschreibt und aufzwingt. Dieser Weg bildet bei den höchstorganisierten Blüten, z. B. Labiaten, einen einzigen schmalen Streifen, selbst bei weniger hoch organisierten nur eine beschränkte Anzahl von Streifen *(Aspidistra)*, bei anderen einen gekrümmten Rand, z. B. Kampanulazeen, Primulazeen.

Den Bestäubungsradius kann man auch definieren als Verbindungslinie einer Anthere mit dem regionär zugehörigen Teile einer N (Antherostigmatischer Radius). Dieser fällt bei Blüten, die ein Nektarium besitzen, mit dem Anthero-nektarial-Radius zusammen.

In einer Blüte mit enger Kronenröhre und kopfförmiger N liegt diese optimale Kontaktstelle naturgemäß an der Peripherie des Kopfes *(Primulaceae)*, bei einem Blütenköpfchen dagegen, über welches die befruchtenden Insekten hinwegschreiten (Kompositen), bildet die Spize der N den optimalen Kontakt- und Belegungspunkt. Die FR zeigt nun, daß die Stelle der primären Färbung, d. h. der primären N-Reifung mit der optimalen Belegungsstelle zusammenfällt — eine blütenbiologische Erkenntnis, die ebenfalls postuliert werden müßte, wenn sie nicht durch die FR als bestehend erwiesen wäre. Akro- und Pleurostigma können sich auch kombinieren: *Campanula* hat an den Leisten der N-Lappen ein Pleurostigma, an den zurückrollbaren Spitzen ein Akrostigma. Ersteres dient offenbar der Allogamie, die einrollbare Spitze nach Kerner auch der Autogamie (vgl. auch *Ajuga chamaepitys*, Fig. 7 und Erklärung zu *Convolvulus*, Fig. 36, 37).

Hierher gehört auch folgende Beobachtung: bei *Lamium purpureum* (Fig. 1 bis 3) und *L. maculatum* zeigen die aus geschlossenen Knospen entnommenen Nn negative Mn R, in der sich öffnenden Knospe färbt sich bloß die Spitze des unteren Griffelastes, erst in der entwickelten Blüte auch die des oberen Griffelastes. Da der obere Griffelast häufig zwischen den Antheren liegt, der untere gegen die Blütenmitte vorragt, dient offenbar der frühreife untere N-Ast der Fremdbestäubung, der später reife obere möglicherweise der Selbstbestäubung.

Mit dem Vorhandensein einer optimalen Belegungsstelle zusammenhängende zygomorphe Inäqualität der N kommt aber nicht nur bei den eigentlichen Zygomorphen, sondern auch bei Blüten vor, die bloß oder vorwiegend in der N den Übergang zur Zygomorphie zeigen. Hierher gehört die hier nicht abgebildete N von *Prunus*, von *Chelidonium* (Fig. 27 bis 30), *Petunia* (Fig. 51 bis 54) und *Euphorbia* (Fig. 80).

Ich möchte zur vollständigen Klarstellung der Bedeutung der NF für die Erkenntnis der Ontogenese der Nn hier den Begriff der N-Reifung, wie er sich auf Grund der FR darstellt, noch

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

einmal folgendermaßen präzisieren: nicht auf der ganzen Oberfläche der späteren N spielt sich der anatomische und physiologische Vorgang der Reifung der N-Haut bis zur Empfängnisfähigkeit auf einmal ab, sondern die N erlangt zunächst ihre Vollreife an der Stelle der größten, blütenbaugemäßen Belegungswahrscheinlichkeit (Optimalstelle) und dann erst schreitet die Reifung über einen größeren Teil der N oder über die ganze N fort.[1]

So plausibel ökologisch und organ-ökonomisch eigentlich ein solcher Vorgang ist, so wenig eigen war er bisher unserer Vorstellungsweise von der N. Wir waren gewohnt, uns eine simultane Totalentwicklung der ganzen N-Oberfläche zu denken, während in Wirklichkeit eine Sukzessiventwicklung erfolgt, die — je nachdem es sich um ein Akrostigma oder ein Pleurostigma handelt — auf der N akropetal (protopleural) oder akrofugal (protoakral) fortschreitet. Die Sukzessivfärbung der reifen N ergibt demnach auf derselben N nacheinander die verschiedenen aufeinanderfolgenden Reifungszonen der N, wie sie bei der Simultanfärbung verschieden reifer Nn an verschiedenen Blüten zu beobachten ist.

2. Phylogenetische Narbenentwicklung.

So sehr es daher überflüssig erscheinen möchte, den Begriff eines Holo- und Merostigma zu schaffen, da ja eben nur das als Stigma anzusprechen ist, was an der reifen N konzeptionsfähig und färbbar ist, so haben diese Begriffe doch eine bestimmte, und zwar eine entwicklungsgeschichtliche Berechtigung.

Bei vielen Gattungen und Arten läßt der Aspekt der Oberfläche vermuten, daß ursprünglich das N-Gebiet viel größer war, wahrscheinlich die ganze Oberfläche der N bedeckt hat, sich aber jetzt auf den Rand reduziert hat, z. B. bei *Scabiosa*, *Campanula*. Sicher gehören hierher die beiden Beispiele der Orchideen *Cattleya* und *Coelogyne* mit der Doppelausbildung eines Histo- und Gelostigmas. Da das Histostigma zweifellos das genetisch ältere ist, so liegt hier wohl bei dem färbbaren als bei dem nicht färbbaren Teil der N ein Merostigma vor, — mit dem Unterschied, daß das Histostigma in Rückbildung, das Gelostigma in Ausbildung begriffen ist, bis schließlich zwei Extreme zurückbleiben, das Holo-Histostigma bei *Cypripedium* und das Holo-Gelostigma bei den anderen Orchidazeen.

Wir haben ferner gesehen, daß nicht bei allen Labiaten ein gleich großer Anteil der Griffeläste sich ausfärbt. Nur selten (*Ajuga chamaepitys*, Fig. 7) erstreckt sich die Färbung über fast die ganze Länge der beiden Griffeläste; bei *Brunella* färbt sich

[1] Vielleicht unterbleibt die Totalreifung der N, wenn im Stadium der Initialfärbung genügende Belegung erfolgt ist. Es sei hier an die verkürzende Wirkung der Belegung auf die Lebensdauer einer Orchideenblüte erinnert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bloß ein schmaler Streifen, bei *Glechoma hederacea* (Fig. 10 bis 12) nur die Spitze und Innenseite der Griffeläste, bei *Salvia pratensis* (Fig. 13 bis 17) nur deren Randwülste und bei *Lamium maculatum* (Fig. 1 bis 3) nur die äußerste Spitze jedes Griffelastes, und zwar nicht beider gleichzeitig (vgl. auch Goebel, Organographie der Pflanzen, II. Aufl., 1923, $III/_2$, S. 1644, *Salvia Heerii*).

Besonders lehrreich ist der Vergleich der N-Verhältnisse der ornithophilen *Salvia splendens* mit unseren einheimischen entomophilen *Labiaten*, besonders mit *Lamium maculatum*. Bei letzterem stehen die Antheren dicht nebeneinander und die Antherenhälften sind durch Drehung des Konnektivs übereinandergestellt. Die Breitendistanz der Antheren ist eine geringe, auch die Ebene der übereinanderstehenden Griffeläste liegt genau in der Medianebene der Blüte, die Einstellung ist eine starre, der Bestäubungsweg für die männlichen und weiblichen Blütenteile ist schmalspurig, fast genau auf die Medianebene eingeschränkt. Daher genügt die Empfängnisfähigkeit bloß der Spitzen der median übereinander eingestellten Griffeläste.

Anders bei *S. pratensis*: vor der Betätigung liegen die Antheren unter dem schmalen Helm der Oberlippe dicht bei einander. Wenn sie aber an der bekannten Hebeleinrichtung herausgeschlagen werden, spreizen sich die Filamente auseinander und schaffen ein breitspuriges Pollenstreufeld. Bei genauer Betrachtung erkennt man weiters, daß die Griffel nicht genau in der Medianebene eingestellt sind, daß sie demnach am Körper des Insektenbesuchers einen breiteren Weg bestreichen als bei *Lamium*.

Vergleichen wir damit die ornithophile *Salvia splendens*, so sehen wir, daß die Antheren von vornherein breitspurig eingestellt sind und daß der Griffel, dessen Äste beide fast gleichmäßig bogig verlängert sind, von vornherein so asymmetrisch eingestellt ist (Fig. 18 bis 22), daß durch Andrängen des Besucherkörpers von unten her durch die vorgebildete extramediane Einstellung die schräge Lage der Griffeläste in eine transversale verwandelt wird, wodurch die Nn das breite Pollenstreufeld mit Erfolg bestreichen können. Dazu kommt, daß hier wie bei unserer *Salvia pratensis* die Empfängnisfähigkeit von der Spitze auf den Rand, beziehungsweise auf die Fläche verlegt wird, ja die Spitze überhaupt ausgeschaltet wird.

Interessant ist, daß die Akrostigmie der meisten Labiaten sich bei *Salvia splendens* unter Vermittlung von Zwischenformen in eine Pleurostigmie umwandelt, eine Illustration für die große Plastizität und Modifikationsfähigkeit der N in einer und derselben Familie oder selbst Gattung bei gleichzeitigem Festhalten der Grundform.

Bei *Lamium maculatum* beobachtete ich mittels Mn R einmal, mittels Ag R öfter eine mir bisher unerklärliche inverse Färbung:

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die eigentliche N-Spitze blieb ungefärbt, die Umgebung dagegen färbte sich und grenzte die eigentliche N desto schärfer ab (*Lamium*, Fig. 4).[1] Vielleicht erfährt diese Erscheinung durch das Vorkommen der nicht färbbaren Spitzen der Griffeläste bei *Salvia splendens* eine Erklärung. Die Stigmatochromie führt also in sinnfälliger Weise entwicklungsgeschichtliche Momente der Gattungen und Arten der Labiaten vor Augen.

Ein sicher entwicklungsgeschichtlich verwertbarer Befund ergibt sich bei *Corylus*: nicht die ganze Oberfläche der aus der Cupula herausragenden wurmförmigen rotgefärbten Nn zeigt die Mn R, sondern, wenigstens vor der Überreife, nur die Konvexität derselben. Zu erwarten wäre bei einem Windblütler die Färbbarkeit (Konzeptionsfähigkeit) der Gesamtoberfläche der N. Ein analoges Verhalten zeigt *Juglans*.

In beiden Fällen handelt es sich um Windblütler, in beiden Fällen zeigt die FR und bei *Juglans* auch die postflorale natürliche Eigenfärbung, daß die empfängisfähige Stelle einen umschriebenen, bei *Juglans* sogar auffallend kleinen Teil der N-Oberfläche einnimmt. Vielleicht ist man berechtigt, aus dieser durch die Stigmatochromie aufgedeckten Tatsache den Schluß zu ziehen, daß die *Fagales* nicht primäre Windblütler sind, sondern von Zoidiogamen abgeleitet werden sollen, eine Annahme, deren allgemeine Möglichkeit von Wettstein in seinem Handbuch (1921, p. 361) ausgesprochen wurde.

Weitere Ableitungen aus der Stigmatochromie.

Ich habe im vorstehenden einige Ergebnisse mitgeteilt, die sich durch Vergleich der morphologischen und physiologischen, beziehungsweise ökologischen Verhältnisse der Blüte mit der N-Färbung ohne weiteres als logischer Schluß ergeben.

Ich möchte nun im folgenden unter ausdrücklicher Betonung ihrer hypothetischen Natur auf einige andere Gesichtspunkte, und zwar auf gewisse gegenseitige Beziehungen und Korrelationen der Blütenteile hinweisen, die sich in den Färbungsbildern der Mn R viel sinnfälliger der Wahrnehmung und Beurteilung aufdrängen, als dies bei den vagen Vorstellungen der Fall war, die man bisher von der Lage der N im einzelnen Falle nach der makroskopischen oder selbst mikroskopischen Betrachtung meist gehabt hat.

1. Korrelation zwischen Größe der N und des Leitgewebes zu den Samenanlagen.

Reduktion gleichartiger Teile ist im allgemeinen das Zeichen höherer Organisation. Aktinomorphe Blüten mit einer Vielzahl gleichartiger Teile sind im allgemeinen als weniger hoch organisierte,

[1] Anm. bei der Korr.: Die Erscheinung ist besonders im Frühjahr zu beobachten (Frostschädigung?).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

primitivere Formen anzusehen als zygomorphe Blüten mit einer verminderten Zahl gleichartiger Teile. Bezeichnet man die Verbindung eines Staubgefäßes mit dem regionär zugehörigen N-Teile als Bestäubungsradius, so kann man sagen: die aktinomorphe Blüte hat mehrere bis viele Befruchtungsradien, die zygomorphe wenige, häufig nur einen einzigen. *Paeonia* und *Rosa* z. B. haben zahlreiche, *Geranium* fünf, *Lamium* nur zwei Bestäubungsradien. Die Bestäubungsradien der aktinomorphen Blüten sind auf einen ganzen Kreis verteilt, die beiden Befruchtungsradien von *Lamium* begrenzen einen schmalen Kreisausschnitt von wenigen Bogengraden; die Befruchtung durch das Insekt vollzieht sich bei *Lamium* in diesem schmalen Kreisausschnitt, bei den aktinomorphen Blüten dagegen mehr oder weniger auf der ganzen Kreisoberfläche und nicht zwangswegig. Bei den letzteren müssen die Nn nach vielen Seiten ausgerichtet und daher relativ groß sein, bei den zygomorphen nur nach einer einzigen, und auch in dieser ist die Größe der N meist stark reduziert. Wie weit kann diese Reduktion gehen? Die Antwort muß lauten: im günstigsten Falle, bei den höchstorganisierten Blütenformen offenbar so weit, bis der Flächenraum der N gleich ist dem Produkte aus der biologischen Pollenfläche und der Zahl der zur Entwicklung bestimmten Samenanlagen. Dabei soll unter »biologischer Pollenfläche« oder »biologischem Pollenfeld« im Gegensatz zum geometrischen Pollenfeld, d. i. zu der geometrischen Fläche, die ein Pollenkorn einnimmt, derjenige Raum verstanden sein, den ein Pollenkorn für sich auf der N biologisch beansprucht. Ein Beispiel mag dies erläutern: auf einer glatten oder kleinpapillösen N können die Pollenkörner — besonders, wenn sie glatt sind —, nebeneinander liegen und nebeneinander keimen; hier deckt sich die biologische Beanspruchungsfläche mit der rein geometrischen; in einem anderen Extrem, etwa bei *Mirabilis* mit den kolbenförmigen Teil-Nn können die großen Pollenkörner nur in den Vertiefungen zwischen den einzelnen N-Keulen Platz finden: hier ist der biologische Raum eines Pollenkornes viel größer als der geometrische.

Die zahlenmäßige Korrelation zwischen N-Fläche und Zahl der Samenanlagen wird klar, wenn man Gattungen verschiedener Familien mit in oben angedeutetem Sinne ungefähr gleicher Organisationshöhe, aber ungleicher Zahl von Samenanlagen, miteinander vergleicht, so die Labiaten, Borraginazeen und Skrophulariazeen. Labiaten und Borragineen sind oligosperm, die Skrophulariazeen polysperm. Wir müssen daher bei den Skrophulariazeen im allgemeinen größere Nn erwarten, als bei den beiden ersten Familien, was tatsächlich der Fall ist. Die polyspermen Skrophulariazeen haben gewöhnlich eine kopfige oder flächige N (siehe *Alectorolophus*, Fig. 23 bis 26), während bei den oligospermen Labiaten die N auf einen mehr oder weniger kleinen Teil der beiden schmalen Griffeläste beschränkt ist. Innerhalb der Labiaten wieder zeigt die Gattung *Lamium*, welche hoch organisiert ist, bloß je

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

einen winzigen N-Punkt an der Spitze jedes Griffelastes, während bei *Brunella* mit weniger stark ausgeprägter Einengung des Befruchtungsweges die durch die MnR gekennzeichnete N strichförmig ist und bei *Ajuga chamaepitys* mit noch weniger vollkommener Blütenform die ganzen N-Äste sich färben. Auch *Salvia* hat trotz des komplizierten Blütenbaues einen weniger stark eingeschränkten Befruchtungssektor und offenbar im Zusammenhang damit eine ausgedehntere N als *Lamium*. Die Borraginazeen wieder mit mehreren Befruchtungsradien haben trotz der gleichen Oligospermie wie die Labiaten weniger reduzierte Nn als die letzteren.

Auch bei aktinomorphen Blüten kann unter Umständen durch die Vollkommenheit des Blütenbaues die N-Größe eingeschränkt, erfordernisgemäß kleiner werden. So zeigt *Galanthus* eine minimale N; der Pollenweg ist hier durch das Konvergieren der Staubgefäße zu einem kleinen Streukegel eingeengt und so kann trotz der großen Zahl der Samenanlagen die N-Größe auf ein Minimum reduziert sein. Eine ganz ähnliche Bestäubungseinrichtung und N-Form zeigt das systematisch so weit abstehende Symphytum mit bloß vier Samenanlagen, vielleicht überhaupt die vertikal hängende Blüte mit hypantheralem Stigma.

Große Nn finden sich in Blüten mit zahlreichen Samenanlagen, z. B. Orchidazeen und Kukurbitazeen, aber selbst in oligospermen Blüten kann unter ungünstigen Bestäubungseinrichtungen eine große Oberfläche und eine vielseitige Ausrichtung der N erforderlich sein, so nicht nur bei Windblütlern, sondern z. B. auch bei *Aspidistra*, bei welcher für die zu vermutenden (noch unbekannten) kleinen Blumengäste bis auf die Einschlüpfpforten in den Kessel ein zwangläufig eingeschränkter Befruchtungsweg nicht gegeben ist. Hier ist trotz der wenigen Samenanlagen die Oberflächenvergrößerung erforderlich.

Daß aber selbst bei Windblütlern eine möglichste Einschränkung der N-Ausdehnung durchgeführt ist, hat uns das Beispiel von *Corylus* gezeigt: Reduktion der Färbbarkeit auf der konvexen Seite der extrakupulären Griffelteile, ebenso das Beispiel von *Juglans*.

Auch Goebel beschäftigt sich in seinem erst nach Fertigstellung der Arbeit erschienenen Band III/$_2$, S. 1642 ff. der »Organographie der Pflanzen« mit dem Gedanken eines Zusammenhanges zwischen N-Größe und Zahl der Samenanlagen, ohne die absolute Gesetzmäßigkeit auszusprechen. Es fehlt bei Goebel die Berücksichtigung namentlich des Korrelationsoptimums, d. h. der Abhängigkeit der möglichsten Verkleinerung der N von der Organisationshöhe der Blüte (Reduktion des Befruchtungsweges und die zwangsläufige Leitung des befruchtenden Insektes durch den Blütenbau).[1] Zu den

[1] Auch einiges andere in meinen Beobachtungen und Ableitungen mit Hilfe der Stigmatochromie deckt sich zum Teil mit den Ausführungen über

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

der Erledigung harrenden Aufgaben der vorliegenden Untersuchung wird auch die planimetrische Ausmessung der N-Flächen und die Bestimmung ihrer zahlenmäßigen Beziehung zur Größe der Pollenkörner und zur Zahl der Samenanlagen gehören.

Mit der Größe der Oberfläche der eigentlichen N steht aber wieder im Zusammenhang der Größe des Querschnittes des pollenschlauchleitenden Gewebes und damit indirekt des Griffels, wo ein solcher vorhanden ist. Der Griffel hat bekanntlich mit den Zweck, die N in die blütenökologisch erforderliche Region zu bringen und in seinem Innern die Pollenschläuche zu leiten. Er muß daher aus zwei Geweben bestehen, aus dem Leitungsparenchym oder dem Leitungskanal im Zentrum und dem mechanischen Gewebe an der Peripherie. Je größer die eigentliche N und je größer die Zahl der Samenanlagen und daher der zur Durchwanderung bestimmten Pollenschläuche ist, eine desto größere Fläche muß auf dem Querschnitt des Griffels das Leitgewebe einnehmen. Der Anteil, den der periphere, mechanische Teil des Griffels zur Gesamtdicke desselben beitragen muß, hängt dagegen von der mechanischen Beanspruchung des Griffels ab. Lange, starre Griffel, die ihr eigenes Gewicht und eventuell das Gewicht des Besuchers tragen müssen, sind durch mechanische Gewebe entsprechend versteift, daher verdickt. Lange Griffel, die mechanisch keine Beanspruchung erfahren, erscheinen auffallend dünn. Ich verweise auf die Griffel besonders von Labiaten, bei denen der fadenförmige biegsame Griffel seinen Halt zwischen den Antheren, manchmal auch zwischen eigenen Fixationshaaren findet.

Die Versteifung kann aber manchmal ohne Vermehrung der Gewebsmasse, sozusagen durch einen technischen Kunstgriff, erhöht sein, und zwar durch Torsion um die Längsachse — ein Prinzip, welches in der Metalltechnik vielfach angewendet, und an den Gespinnstfasern als »optimaler Drall« bezeichnet wird. In diesem Sinne deute ich die von mir bei *Funckia* und *Hemerocallis* gemachte Beobachtung, daß der lange, horizontal ragende Griffel schraubenförmig gedreht ist. Auch bei *Convolvulus arvensis* (Fig. 41 bis 44) konnte ich den Übergang des in der Knospe geraden Griffels bis zur doppelten Umdrehung in der reifen Blüte deutlich verfolgen.

Zwischen Griffel und N ist häufig, wenn auch nicht immer ein meist kolbig ausgebildeter, also morphologisch und — wie ich glaube — auch physiologisch gut abgegrenzter Teil eingeschaltet.

Narbenbildung, die Goebel im III. Teil, 2. Heft seiner Organographie (II. Aufl., Jena, 1923) gibt. Dieses ist nach dem »Verlagsverzeichnis des deutschen Buchhandels« im März ausgegeben worden, während das in allen wesentlichen Teilen fertige Manuskript von mir am 19. Dezember 1922 der Akademie der Wissenschaften zur Wahrung der Priorität übergeben wurde.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Es würde sich empfehlen (wie bereits oben erwähnt), dieser Bildung den eigenen Namen eines Narbenzwischenträgers oder Hypostigmas zu geben.

Wenn man nämlich die morphologischen Verhältnisse der N, namentlich nach den Ergebnissen der Stigmatochromie überblickt, so läßt sich zweifellos die Tatsache feststellen, daß das Empfängnisgewebe (N-Haut und pollenschlauchleitendes Gewebe zusammen) in jedem einzelnen Fall soweit reduziert ist, als die Organisationshöhe des gesamten Blütenbaues überhaupt zuläßt. Es scheint in dieser Beziehung die größte Sparsamkeit im Aufbau der Blütenteile zu herrschen; während aber die eigentliche N-Haut und das Leitgewebe für den Pollenschlauch im Griffel möglichst verkleinert ist, läßt sich von demjenigen Teile des Griffels, den ich als Hypostigma bezeichne, dasselbe nicht sagen. Der Zwischenträger ist vielmehr oft mächtig entwickelt. In einzelnen Fällen ist seine Größe teilweise verständlich, nämlich dort, wo er zur Verlegung des Blüteneinganges dient. Freilich muß man sagen, die technische Lösung: eine große Öffnung zu schaffen und sie mit einem großen Spund zu verstopfen, ist keine sehr geistreiche, keine organische, und man fühlt sich geradezu bemüßigt, für die Konstruktion eine andere Bedeutung zu finden. Bei unserer, wiederholt zitierten *Aspidistra* z. B. würde eine schmalröhrige Krone denselben Dienst leisten, feine Öffnungen für den Durchschnitt winziger Insekten freizuhalten. Überhaupt muß man sich sagen, das bei den meisten Kopf-Nn die Köpfe, also das, was ich Hypostigma nenne, viel zu groß sind für die kleine daraufsitzende N. Wir haben Kopf-Nn auch dort, wo es keine Röhre zu verstopfen gibt, z. B. die freiragende, gedellte Kopf-N von *Knautia*. Auch bei unserem ebenfalls viel zitierten *Lamium maculatum* steht die Größe und Dicke der beiden Griffeläste in keinem Verhältnis zur Kleinheit der N. Auch die Dicke der N-Kolben von *Convolvulus* ist nicht ohne weiteres zu begreifen. Man muß sich bei genauem Zusehen sagen: bei den meisten Blüten ist zwischen den Griffel, der, wenn er vorhanden ist, die Aufgabe hat, die N in eine bestimmte Blütenregion zu versetzen und die eigentliche N ein eigenartiger Zwischenträger eingeschaltet, der meist größere Ausmessungen besitzt, als ihm aus rein mechanischen Gründen und als Attribut seiner Beziehungen zu den anderen Blütenteilen zukommen müßte. Man wird geradezu gezwungen, für den Zwischenträger eine eigene Funktion zu suchen. Ich vermute, daß das Hypostigma nicht bloß das erste größere Depot des Nährgewebes für die Pollenschläuche abgibt, wie dies aus den Abbildungen bei *Dalmer* (a. a. O.) und *Moebius* (a. a. O.) hervorgeht, sondern daß in ihm die fördernde Auswahl der wachstumstarken und die Abfiltrierung der wachstumschwachen Pollenschläuche erfolgt. Hier wird die im Gange befindliche Untersuchung, beziehungsweise das Experiment die Verhältnisse klarzulegen haben.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

2. Korrelation zwischen Doppel-N und Doppelpollen bei Orchideen.

Durch die Entdeckung der trockenen Teil-N von *Cattleya* und *Coelogyne* scheint mir eine bisher unverständlich gewesene Beobachtung Darwin's eine Erklärung zu finden. Nach Darwin (Orchideen, übersetzt von Carus, II. Aufl., 1899, p. 195) besitzen die »Orchideen mit klebriger Spiegel-N trockene Pollenmassen, aber bei *Cypripedium* ist der Pollen klebrig und übernimmt die Funktion der Klebrigkeit, welche bei allen übrigen Orchideen..... ausschließlich dem Rostellum und den zwei verschmelzenden Nn zukommt; dagegen verlieren diese letzteren Organe bei *Cypredium* gänzlich ihre Klebrigkeit und werden gleichzeitig etwas konvex....,« und bei der Gattung *Cattleya* (Darwin a. a. O., p. 122): »besteht der Pollen aus zweierlei Arten, nämlich aus wachsigen Massen und aus einzelnen, doch zusammengesetzten Körnern — jedes wie gewöhnlich aus vier bestehend —, welche durch elastische Fäden verbunden werden«.

Es ist zu vermuten, daß eine Wechselbeziehung zwischen dem gleichzeitigen Vorkommen zweier verschiedener Arten von Nn und zweier verschiedener Arten von Pollen bei der Gattung *Cattleya* besteht.[1]

Bedeutung der Narbenfärbungsreaktion als Methode.

Mit der Stigmatochromie, der künstlichen N-Färbung, erscheint in das blütenbiologische Forschungsgebiet eine neue Untersuchungstechnik und -methodik eingeführt.

So oft eine neue Technik gefunden und zu einer neuen Methodik ausgebaut wird, pflegt dies zu einer Befruchtung des betreffenden Wissensgebietes zu führen.[2] Denn erstens ermöglicht eine neue Methode neue Beobachtungen von Tatsachen, zweitens regt sie zur Durchführung ergänzender Untersuchungen an, drittens wird die Aufmerksamkeit auf unbekannte oder wenig beachtete Zusammenhänge gerichtet.

Alle diese Momente zusammengenommen zeitigen eine Erscheinung, zu deren Verdeutlichung ich einen Vergleich aus einem medizinischen Forschungsgebiet, aus der Röntgenologie, heranziehen möchte. Zuerst haben wir gelernt, mit Hilfe der Röntgenstrahlen normale und krankhafte Zustände des Körperinnern, die auf anderem

---

[1] Man kann hier mit großem Recht von einer Heterostigmie sprechen und sie begrifflich überordnen der Heterostylie Darwin's, bei welcher sich ja die Blüten nicht nur durch die verschiedene Griffellänge, d. h. die verschiedene Höheneinstellung der N, sondern auch durch verschiedene Größe der N im ganzen und der N-Papillen sowie der Pollenkörner unterscheiden.

[2] Die *N*-Färbung von Knuth blieb, weil sie methodisch nicht ausgebaut wurde, für die Forschung unfruchtbar.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wege nicht dargestellt werden konnten, dem Auge sichtbar zu machen. Bald begann die Beschäftigung mit dem Röntgen-Sehen unsere Beobachtungsgabe zu stärken, wir lernten bei jeder Erscheinung auf eine Reihe charakteristischer Nebenumstände achten und so sind wir heute imstande, ohne Röntgenstrahlen gewisse Zustände zu erkennen, die früher nur mit ihrer Hilfe erkannt werden konnten. Wir lernten geistig röntgenisieren, genau so wie wir im Geiste mikroskopieren, wenn wir aus dem äußeren Ansehen des Objektes dessen mikroskopischen Aufbau erschließen oder wie wir aus dem Bau einer Blüte ihre Zugehörigkeit zur Klasse der Bienen-, Hummel- oder Vogelblumen bestimmen, ohne die Besucher direkt zu beobachten. So wird es uns auch mit der Stigmatochromie ergehen.

Bisher wurde das Studium der N recht stiefmütterlich behandelt; man sehe in der Literatur die Abbildungen an:[1] ein wirkliches Eingehen auf Lage, Größe, Form, Oberflächenstruktur, auf Entwicklung der N kommt selten vor.

Das kann anders werden. Wir müssen alle makro- und mikroskopischen Hilfsmittel zur Ergänzung und zur Kontrolle der künstlichen N F heranziehen. Dadurch wird unser Blick geschärft, unser Erkennungsvermögen gefördert werden. Das wird zur Folge haben, daß wir nicht selten schon ohne Färbung die Ergebnisse der Stigmatochromie werden vorwegnehmen, die mit Hilfe der Stigmatochromie erhebbaren Eigenschaften der N werden indirekt bestimmen können.

Weiters. Die N ist der Knotenpunkt des ganzen Blütenlebens, sämtlicher biologischen Verhältnisse der Blüte: sie muß im Bestäubungswege, d. h. dort liegen, wo blütenbaugemäß der Pollen vorbeigeführt wird, sie muß infolgedessen nach allen Richtungen der Pollenzufuhr ausgerichtet sein, sie muß die entsprechende Größe zur Aufnahme der erforderlichen Menge von Pollen im Hinblick auf die Zahl der Samenanlagen besitzen; sie muß die entsprechende Oberflächenbeschaffenheit zur Herbeiführung der Pollenhaftung und Pollenkeimung erworben haben; sie muß häufig mit Eigenbewegung begabt sein, um sich in den Weg des Pollens aktiv zu begeben, sie muß oft den Bestäubungsweg verstellen und den Besucher zwingen, einen bestimmten Engpaß zu passieren — kurz alle morphologischen, physiologischen und biologischen Verhältnisse müssen an der N zum Ausdruck kommen. Wenn wir alle diese Beziehungen klar erkennen, müssen wir schließlich imstande sein, ähnlich wie in der Paläontologie aus einem Zahne seinen fossilen Träger, so aus der N den gesamten Blütenbau und aus dem

---

[1] Goebel, Organographie der Pflanzen, II. Aufl., 3. Teil, Jena, 1923, p. 1631 selbst in der neuesten Literatur werden Griffelteile, denen keinerlei Narbenfunktion zukommt, auf Grundlage oberflächlicher Beobachtung als Narbe bezeichnet.
Ähnliche Äußerungen bei Schönichen, Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie, 1922.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gesamten Blütenbau die erforderlichen Eigenschaften der N und die Zusammenhänge beider zu erschließen.

Heute haben wir dieses Ziel noch lange nicht erreicht, aber wir sind mit Hilfe der Stigmatochromie auf dem Wege, ihm näher zu kommen. Zum mindesten hat sich durch die Ergebnisse der Stigmatochromie unsere Vorstellung vom Bau und der Funktion der N nicht unwesentlich geändert.

Die N an der Blüte haben wir uns bisher als ein Fertiges gedacht. Wir müssen umlernen und uns die N als ein Werdendes denken, als in der Anthese (ontogenetisch) und in der Entwicklung (phylogenetisch) Werdendes.

Wie falsch unsere Vorstellungen von der Entwicklung der N bisher waren, erkennt man am besten dort, wo uns die Natur das allmähliche Heranwachsen der N zu ihrem Ziele scheinbar augenscheinlich macht, nämlich in allen Fällen, wo wie bei Kampanulazeen, Kompositen, Onagrazeen die N zuerst zwischen den aneinandergelegten Griffelästen verborgen liegt und erst später durch Aufrollung der Griffeläste freigelegt wird. Die dadurch erweckte Vorstellung war: durch die Aufrollung der Griffeläste wird die eigentliche N, die Empfängnisfläche freigelegt und ist dann schon ihrer Bestimmung zugeführt. Heute wissen wir, daß dem nicht so ist. Sie entwickelt sich erst wie jede andere N, die von vornherein freiliegt. Wir haben also bisher vom Geschehen der N-Werdung nur die eine Hälfte gekannt, die wachstumsmechanische Freilegung; die wachstumsphysiologische Reifung haben wir nicht gekannt. Die Ermittlung dieser Erkenntnis war der Stigmatochromie vorbehalten.

Vielleicht noch interessanter sind die Einblicke, die uns das neue Verfahren in der Entwicklungsgeschichte und in die Systematik — das Endglied der Entwicklungsgeschichte — gewährt. Daß *Cypripedium* im Gegensatz zu den meisten anderen Orchideen eine Trocken-N und nicht eine Spiegel-N besitzt, war Darwin bekannt, aber Pfitzer, der Bearbeiter der Orchideen in Engler und Prantl, ließ diese systematisch und entwicklungsgeschichtlich wichtige Tatsache unberücksichtigt. Und doch ist es gerade systematisch und entwicklungsgeschichtlich beachtenswert, daß *Cypripedium* sich nicht nur durch den Besitz zweier Staubgefäße und dreier N-Lappen als ursprüngliche Form charakterisiert, sondern auch durch den Besitz einer Gewebs-N im Gegensatz zu den abgeleiteten Orchideen mit einer modifizierten Spiegel-N und nur einem Staubgefäß.

Die Stigmatochromie hat nicht nur diese Verhältnisse sozusagen Schwarz auf Weiß verdeutlicht, sondern auch durch den Befund einer Misch-N bei *Cattleya* und *Coelogyne* Verbindungsglieder auffinden lassen.

Nicht weniger wichtig ist der Nachweis, daß so ausgesprochen windblütige Gattungen wie *Corylus* und *Juglans* Nn besitzen, die nur verständlich sind als Relikte einer zoidiogamen Vergangenheit.

Obwohl meine Ergebnisse auf einer relativ geringen Zahl von Untersuchungen fußen — es wurden viele Gattungen und selbst

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Familien, die Gramineen und Koniferen, noch nicht untersucht — dämmern doch schon stigmatochromatische Charaktere ganzer Gattungen und Familien auf: die Liliazeen sind ausgezeichnet durch stark papilläre, leicht färbbare Pleurostigmen, die Karyophyllazeen und Konvolvulazeen haben schwer färbbare papillöse Nn, erstere in Form von Leisten, letztere an der ganzen Oberfläche der N-Träger. Das manganophobe Verhalten der Spiegel-N der Orchideen wurde eben besprochen. Ich glaube daher, daß die Stigmatochromie in der Systematik einen wichtigen Platz gewinnen wird.

Auch für die Hybriden-Forschung scheint mir auf Grund einiger Erfahrungen in der Stigmatochromie ein Hilfsmittel gegeben. Stark hybridisierte Gartenformen von Blumen, wie *Antirrhinum* und *Petunia* (Fig. 51 bis 54) geben, wie ich mich orientierend überzeugen konnte, genau so manigfache Färbungsbilder an den Nn wie Farbenzusammenstellungen an den Kronen. Die Hybridisierung dürfte im Färbungsbilde der N einen mindestens so scharfen Ausdruck finden wie im sonstigen Bau der Blüte und der Pflanze überhaupt.

Es wird sich daher empfehlen, eine systematische Vergleichsuntersuchung der Nn der Stammeltern und des Kreuzungsproduktes mittels der FR vorzunehmen. Vielleicht wird das Färbungsbild in manchen Fällen über die Komponenten eines Hybriden Aufklärung geben.

Ich vermute auch, daß die Untersuchung von sterilen Hybriden durch die Aufdeckung schwerer oder fehlender Färbbarkeit der Nn die Erklärung für die Sterilität abgeben wird. Bestärkt werde ich in dieser Annahme durch die erhobene Tatsache, daß funktionslos gewordene Nn, z. B. die reduzierten Nn der sterilen Blüten der Umbelliferen und Kompositen keine Färbung annehmen.

Aus dem gleichen Grunde glaube ich, daß vielleicht auch die praktische Pflanzenzüchtung aus der Methode einigen Nutzen ziehen wird durch Feststellung der optimalen Belegungszeit der Nn.

Zuletzt möchte ich noch eine kurze Bemerkung über den didaktischen Wert der Methode für den Unterricht und die blütenbiologische Forschung machen. Die Sinnfälligkeit der N-Darstellung durch Farbenreaktion ist so groß, daß die wichtigsten morphologischen und topischen Verhältnisse der N und ihre Beziehung zur gesamten Blüteneinrichtung sich kaum auf andere Weise so klar und eindringlich und fast mühelos darstellen lassen, als wie mit Hilfe der Stigmatochromie.

Es wäre eine lohnende, aber nur durch die gemeinsame Mitarbeit Vieler mögliche Aufgabe, eine systematische blütenbiologische Durchforschung des Pflanzenreiches mit Hilfe der Stigmatochromie durchzuführen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafelerklärungen.

Wenn nicht anderes bemerkt, wurde Mn R ausgeführt.

Fig. 1 bis 4. *Lamium maculatum.*

Fig. 1, 1*a*. Junge Blüte: isolierte, scharf begrenzte Färbung der Spitze des unteren Griffelastes (frühe Optimalstelle der Allogamie).

Fig. 2, 3. Ältere Blüten: Färbung auch der oberen, zwischen den Antheren gelegenen, wohl der Autogamie dienenden N-Spitze.

Fig. 4. Inverse Färbung beider Nn einer geöffneten Blüte. (Kälteschädigung?)

Fig. bis 6. *Lamium purpureum.*

Nn zweier Blüten mit Überfärbung (hell) der eigentlichen N-Grenze (dunkel).

Fig. 7. *Ajuga chamaepitys.*

Auffallend verschieden von *Ajuga reptans.* Terminale Einrollung der Griffeläste gegen die pollenbesetzten Haare der Griffeläste.

Fig. 8 bis 9. *Ajuga reptans.*

Fig. 8. Nativ, N mit der Lupe nicht erkennbar, Pollenbesatz nicht charakteristisch.

Fig. 9. Terminale Mn R, N sehr ähnlich der von *Lamium maculatum,* stark verschieden von *Ajuga chamaepitys.*

Fig. 10 bis 12. *Glechoma hederacea.*

Fig. 10. Juvenile Färbung.

Fig. 11, 12. Sukzessivfärbung der N einer anderen Blüte.

Fig. 13 bis 17. *Salvia pratensis.*

Fig. 13. Nativ, die wulstigen Ränder der N mit Pollenbesatz.

Fig. 14. Terminale Färbung der reifen N.

Fig. 15, 16. Sukzessivfärbung einer jungen N, an der Spitze (Optimalstelle) beginnend, entlang des Randwulstes gegen die Gabelungsstelle fortschreitend.

Fig. 17 Das gleiche Präparat mit gewaltsam auseinandergedrängten Griffelästen.

Fig. 18 bis 22. *Salvia splendens.*

Fig. 18. Blüte von unten gesehen. Antheren divergierend, im gezeichneten Exemplar ungleich hoch eingestellt, sonst symmetrisch. Die Ebene der Griffeläste zur Medianebene gedreht und seitwärts geneigt.

Fig. 19. Rein von der Seite.

Fig. 20. Die Spitzen der Griffeläste stärker vergrößert. Der ventrale Ast breit und stumpf, der dorsale schmäler und spitz, beide rot bis auf eine weißliche Spitze, besonders am ventralen Ast.

Fig. 21. Von der dorsalen Seite gesehen, nachdem die Griffeläste durch das Andrängen eines flachgewölbten Gegenstandes (Fingernagels) von der Ventralseite her infolge der von vornherein bestehenden spontanen Drehung passiv ganz in die Transversalebene umgelegt wurde.

Fig. 22. Die Spitzen der Griffeläste, gefärbt.

Fig. 23 bis 26. *Alectorolophus crista galli.*

Fig. 23, 24. Griffel aus einer Knospe und einer reifen Blüte, beide nativ.

Fig. 25, 26. Mn R der reifen N. Bloß das Gebiet der deutlichen Papillen gefärbt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 27 bis 31. *Chelidonium majus.*

Fig. 27 bis 29. Wegen der starken Papillen nativ gut abgrenzbare N.

Fig. 30, 31. Sukzessivfärbung, starke Ausprägung der Zygomorphie durch die Färbung.

Fig. 32 bis 35. *Cattleya* sp. und *C. Schönbrunnensis.*

Die braunen Flecken am Rostellum und an der Säulenspitze sind akzidentelle Färbungen; die symmetrischen Flecken im unteren Teile des herzförmigen N-Schildes sind die verschiedenen stark gereiften manganophilen Teile der N (Histostigma), die eigentliche Spiegel-N (Gelostigma) bleibt ungefärbt, ihre verschiedenen Reifungsstadien sind nicht nachweisbar, da nicht färbbar.

Fig. 36 bis 44. *Convolvulus arvensis.*

Spiritusmaterial; Mn R wie im frischen Zustande.

Fig. 36. Aus jüngerer Blüte, Griffeläste konvergent: Färbung der Spitzen der Griffeläste (Optimalstelle für Fremdbestäubung) und eines Punktes in der Nähe der Gabelung (Narbe?, Autogamiestelle?). (Der Punkt liegt sonst an der Gabelungsstelle selbst, nicht gegen den Griffel gerückt).

Fig. 37 Aus älterer Blüte (Griffeläste gespreizt). Fortschreiten der Färbung an den Spitzen der Griffeläste. Überfärbung der Gabelungsstelle.

Fig. 38 bis 40. Pollenkeimungsstudie.

Fig. 38. Pollenkörner auf steriler Unterlage (Griffel): klein, kaffeebohnenförmig, stark lichtbrechend.

Fig. 39. Pollenkörner auf N-Papillen: die beiden der N direkt anliegenden Körner gequollen (vergrößert, gerundet, die Einkerbung im Verschwinden, weniger lichtbrechend); das dem oberen äußerlich anhaftende zweite Pollenkorn fast unverändert.

Fig. 40. Verschiedene Stadien der Quellung auf einem anderen N-Teile: die großen, dunkel gezeichneten Pollenkörner waren rosenrot (Fremdpollen?).

Fig. 41 bis 44. Sukzessiv eintretende Versteifungsdrehung des Griffels. Die jüngere Knospe (Fig. 42. Vergrößerung von Fig. 41) zeigt einen noch ungedrehten Griffel, an der älteren Knospe hat der Griffel bereits eine, an der offenen Blüte (mit geplatzten Antheren) zwei Umdrehungen erfahren.

Fig. 45, 46. *Cypripedium* sp.

Fig. 45, 46. Gynostemium von der Seite und von vorne mit gleichmäßiger Totalfärbung der dreilappigen Trocken-N.

Fig. 47. *Corylus avellana.*

Färbung bloß der Spitzen und der konvexen Seiten der reifen Nn (Partialfärbung eines Windblütlers).

Fig. 48 bis 50. *Juglans regia.*

Fig. 48. Initialfärbung der reifen N.

Fig. 49. Terminalfärbung eines Astes von Fig. 48.

Fig. 50. Postflorale Spontanfärbung.

Fig. 51 bis 54. *Petunia* sp.

Fig. 51, 53. N von oben und von der Seite, nativ. Starke Zygomorphie der N der sonst fast aktinomorphen Blüte. Die dorsale Hälfte mit einem an manchen Exemplaren oft sehr langen Haarschopf bedeckt, die ventrale Hälfte glatt, glänzend.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 54. Ag R. N hufeisenförmig, im Bereich des dorsalen Haarschopfes keine Färbung (Pleuro-Merostigmie).

Fig. 55 bis 58. *Philadelphus coronarius.*

Fig. 55. Mn R an jüngerer N.

Fig. 56. Mn R an älterer N.

Fig. 57. Ag R an älterer N; identisch mit der Mn R.

Fig. 58. Postflorale Eigenverfärbung der N.

Fig. 59, bis 64. *Aspidistra elatior.*

Fig. 59. 60. Abbildung und Erklärung nach Paul F. F. Schulz.

Fig. 59. Blüte im Längsschnitt, »n« die schildförmige N, »s« Staubgefäße.

Fig. 60. Blüte etwas oberhalb der N quer durchschnitten und von oben gesehen (schematisiert): der schraffierte Ring ist das Perigon; bei (+) die vier schlitzförmigen Zugänge zum Kessel (schwarz). Schulz hält das punktierte Kreuz für die N.

Fig. 61 bis 63. Mn R einer reifen N (Antheren geöffnet, im Blütenkessel freier Pollen), von oben, von unten und von der Seite. An den weiß gebliebenen, auch nativ weißen Stellen der seitlichen N-Lappen, liegt der N-Rand dem Perigon dicht an; an diesen Stellen ist die N durch Druck atrophisch.

Fig. 64. Mn R einer Knospen-N von oben; völlig gleich dem Bilde der reifen N in Fig. 63. (Frühe Protogynie).

Fig. 65 bis 67. *Berberis vulgaris.*

Von der Seite, von oben, von unten gesehen. Der im nativen Zustande dunkelgrüne glatte Rand ist durch die Färbung als eigentliche N ausgewiesen, während die hellgrüne papillöse obere Fläche ungefärbt bleibt.

Fig. 68 bis 71. *Hemerocallis flava.*

Stark entwickelte Papillen-N vor und nach der Färbung. Durch die Mn R tritt die funktionelle (und wohl auch anatomische) Minderwertigkeit der zentralen N-Papillen besonders deutlich hervor.

Fig. 72, 73. *Campanula patula.*

Fig. 72. Jüngeres Stadium. Die Färbung beginnt an den Spitzen der Griffeläste.

Fig. 73. Älteres Stadium: die Färbung pflanzt sich von den Spitzen auf die Innenränder und später auf die Innenfläche bis fast zur Teilungsstelle fort. An der Außenseite färben sich schildförmige Anlagerungen (mir bisher unbekannter Natur).

Fig. 74 bis 78. *Dicentra spectabilis.*

Fig. 74. Nativ mit spärlichem Pollenbesatz.

Fig. 75. Knospen-N, Mn R; an der Knospen-N anhaftender Eigenpollen. Juvenile Partialfärbung (Frühe Empfänglichkeit; siehe Knuth, Handbuch II/1, p. 70 unten).

Fig. 67, 77. Terminalfärbung der Blüten-N.

Fig. 78. Blüten-N von der Schmalseite mit N-Rand- und Pollenfärbung.

Fig. 79. *Phaseolus vulgaris,*

Keimwurzel, Mn R; bloß die eigentliche Wurzel gefärbt, nicht das Hypokotyl.

Fig. 80. *Euphorbia cyparissias,* Cyathium im ♀ Stadium.

Durch die Mn R hebt sich die N von der gerunzelten Oberfläche des Hypostigma besonders deutlich ab; ungleichzeitige N-Reifung (bloß drei Nn

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gefärbt). Auch die Nektarien zeigen ausnahmsweise einzelne färbbare Punkte (anatomisch nicht untersucht).

Fig. 81 bis 84. *Iris* sp. (Gartenform, weiß).

Fig. 81. 82. Griffel und N einer jungen Blüte, Sukzessivfärbung.

Fig. 83, 84. Ein anderer Griffelast derselben Blüte: Initial- und Terminalfärbung.

Fig. 85 bis 89. *Knautia arvensis.*

Fig. 85, 86. N nativ von oben und von der Seite.

Fig. 87, 88. Kurz gefärbte reife Blüten-N von oben und von der Seite. Schmales, ringförmiges Pleurostigma, breite ungefärbte Mitte; leichte Schrumpfung (Wirkung der Silberlösung).

Fig. 89. Längere Färbung einer gleich alten Blüte, breiterer N-Ring, stärkere Schrumpfung.

Fig. 90, 91. *Paeonia Moutan.*

Fig. 90. Nativ.

Fig. 91. Mn R (weniger stark vergrößert), die N-Grenze tritt viel deutlicher hervor als im nativen Zustande.

Fig. 92, 93. *Lonicera tatarica.*

Fig. 92. Initialfärbung von oben.

Fig. 93. Terminalfärbung von der Seite.

Fig. 94 bis 96. *Tulipa* sp.

Fig. 94. N von oben.

Fig. 95. Von der Seite.

Fig. 96. N-Ast in stärkerer Vergrößerung: primär sind nur die eigentlichen, ziemlich langen Papillen gefärbt, später färbt sich auch das interpapilläre Gewebe; die Färbungsintensität klingt deutlich von der Peripherie gegen die Mitte ab, einzelne Papillen der Mitte bleiben ungefärbt (Pleurostigmie).

Fig. 97 bis 100. *Papaver rhoeas.*

Fig. 97, 98. Postflorale Eigenverfärbung der N-Leisten (die weißen Flecken sind Ansammlungen von Pollenbälgen).

Fig. 99, 100. Die N-Leisten bleiben in der Mitte ungefärbt (vgl. Fig. 106).

Fig. 101, 102. *Magnolia* sp.

Fig. 101. Nativ.

Fig. 102. Mn R. Die Färbung erstreckt sich ausschließlich auf die zwei Papillenleisten der Innenseite.

Fig. 103, 104. *Vinca minor.*

Fig. 103. Knospe mit beginnender Verquellung des N-Ringes.

Fig. 104. Unvollkommene, wahrscheinlich akzidentelle Färbung des N-Ringes, meist bleibt die N unter normalen Färbungsbedingungen ungefärbt.

Fig. 105. *Myosotis palustris.*

Typische Pleurostigma.

Fig. 106. *Papaver* sp. Nach Schönichen.

Die am mikroskopischen Präparat erkennbare rudimentäre Beschaffenheit der zwischen den zwei N-Leisten stehenden Papillen erklärt die diskontinuierliche, schleifenförmige Mn R von Fig. 99 und 100.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Benützte Literatur.

Dalmer Moritz, Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft, XIV. Bd., Jena 1880, p. 530 ff.

Darwin Charles, Gesammelte Werke, übersetzt von Carus, II. Aufl., Stuttgart 1899, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art.

— Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen Insekten befruchtet werden.

Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig 1897 (Pfitzer).

Fitting Hans, Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. für Botanik, I. Jahrg., Jena 1909, p. 1 ff.

Goebel K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, Jena 1920.

— Organographie der Pflanzen, Jena 1923.

Halsted, B. D. B. Torr. B. C. XVI., 1889, p. 242; Bot. Gaz. XIV., 1889, p. 201 (zitiert nach Knuth, Handb. der Blütenbiologie, III/1, p. 302).

Hirmer Max, Beiträge zur Organographie der Orchideenblüte, Flora 1920, p. 213 ff.

— Hauser.

Kerner Anton, Pflanzenleben, III. Aufl., Leipzig 1922.

Kirchner, Blumen und Insekten.

Knuth Paul, Handb. der Blütenbiologie, Leipzig 1898 bis 1904.

Möbius M., Mikroskopisches Praktikum, I. und II., Berlin 1912 bis 1915.

Molisch Hans, Über Wurzelausscheidungen und deren Einwirkung auf organische Substanzen, Sitzungsber. der Akad. d. Wiss., Wien 1887, I. Abt., Oktober-Heft. S-A.

Pfitzer E., *Orchidaceae* in Engler-Prantl, II. Teil, 6. Abt., p. 52 ff.

Schoenichen Walther, Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie, Leipzig 1922.

Schulz Paul F. F., Unsere Zierpflanzen, Leipzig 1909.

Wettstein Richard, Handb. der system. Botanik, III. Aufl., Wien 1922.

Wiesner Julius, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, V. Aufl., Wien 1920.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

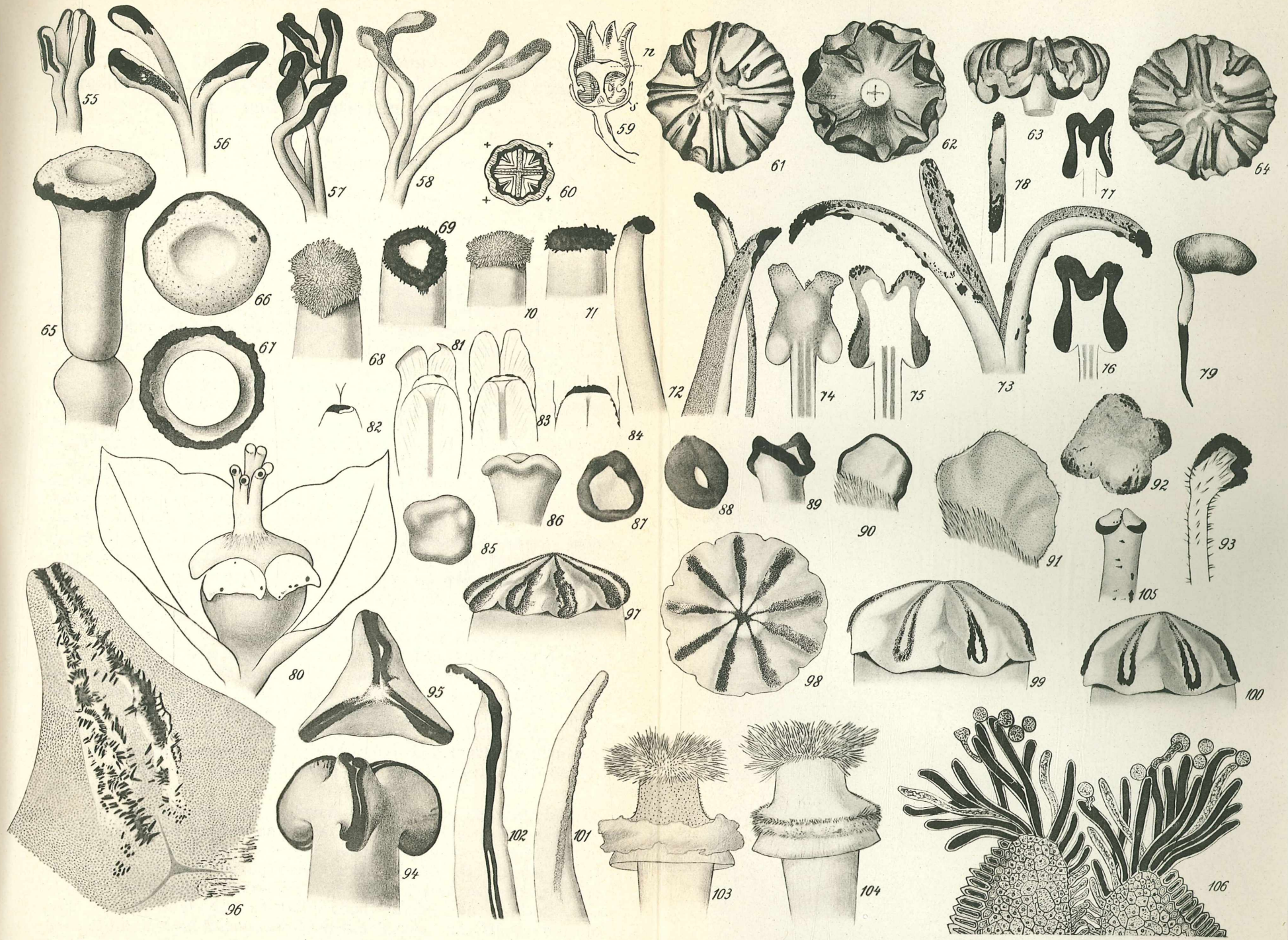
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Kasper gez.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



Kasper gez.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien